© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Häutung und Wachstum von Flußkrebsen

M. Pöckl

Abstract

Moulting and Growth of Crayfish.

In primitive Arthropoda the segments of the body are similar and repititious whereas in crayfish virtually every segment with its appendages is adapted to a particular function. Crustacea have not acquired such a waterproof cuticle as the Insecta and are therefore largely restricted to aquatic or moist terrestrial locations. Crayfish have a relatively massive protective exoskeleton, particularly on chelipeds or claws and the cephalothorax or shell, and so are adapted to life in water where their weight is supported. In common with all Arthropoda, crayfish can increase in size only by periodically shedding the exoskeleton during the process of moulting or ecdysis. During the moult the exoskeleton becomes soft as the strengthening calcareous elements are resorbed from it and as a consequence the animals become extremely vulnerable to cannibalism and to attack by predators. The moulting cycle therefore dominates the life of these animals and imposes constraints on management practices involved in their culture. This chapter examines the process of growth and moulting in crayfish and the ways in which they are controlled by biological and physical parameters. The life cycle of a crayfish, like that of all Crustacea, progresses through a series of moults, during which the animals increase in size, interspersed by intermoults. The North American species *Procambarus clarkii* stands out as being the fastest growing of the northern temperate zone species. Obviously fast growth is not the only criterion for a commercially cultured species but data presented elsewhere suggest that *Pacifastacus leniusculus* also has a high fecundity compared to other species. While *P. leniusculus* might be the animal of choice in the temperate zone it is probably surpassed as a commercially important species in warmer regions by *P. clarkii*. This species has been raised to marketable size in favourable conditions within 100 days, a growth rate far in excess of the temperate species.

Stapfia 58,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 137 (1998), 167-184

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

„Das harte Skelet eines Krebses kann, wenn es einmal gebildet ist, nicht mehr gedehnt werden und auch nicht durch interstitielle Substanzzunahme sich vergrössern, wie die Knochen bei den höheren Tieren wachsen. Daraus folgt, dass die Vergrösserung des Körpers, welche thatsächlich stattfindet, die Abwerfung und Neubildung seiner Hülle voraussetzt" (HUXLEY 1880).

Einleitung

Flußkrebse gehören zum Stamm der Arthropoda, jener außergewöhnlich erfolgreichen Tiergruppe, zu der Insekten, Spinnentiere und Hundertfüßer sowie Crustaceen gehören. Der Riesenerfolg dieser Gruppe ist auf die Diversifizierung des Arthropodengrundbauplanes zurückzuführen, der aus einem segmentierten Körper, geschützt durch ein gegliedertes Außen (=Exo)-Skelett, besteht. Jedes Segment besitzt ein Paar unterteilter Gliedmaßen. Bei primitiven Arthropoden sind es aneinandergefügte gleichartige Segmente. Bei Flußkrebsen ist jedes Segment mit seinen Extremitäten für eine besondere Funktion angepaßt. Crustaceen haben keine wasserfeste Cuticula wie Insekten, und benötigen daher aquatische oder feuchte terrestrische Lebensräume zum Überleben.

Flußkrebse haben ein relativ massives Exoskelett, besonders an den Scherenbeinen und dem Kopfbruststück. Im Wasser wird das schwere Gewicht durch den Auftrieb unterstützt. Einige Arten sind jedoch amphibisch und können über Land wandern, falls die Luftfeuchtigkeit hoch genug ist und keine Gefahr der Austrocknung besteht. Diese Eigenheit ist besonders bei Sumpfbewohnern gut ausgebildet, beispielsweise beim Roten Amerikanischen Sumpfkrebs *Procambarus clarkii*.

Wie allen anderen Arthropoden ist den Flußkrebsen gemein, daß sie ihre Körpergröße nur verändern können, wenn sie periodisch durch Häutung (Ecdysis) ihr Exoskelett abstreifen. Vor der Häutung wird das Exoskelett weich, weil die harten Kalkelemente resorbiert werden. Unmittelbar nach der Häutung kann das Exoskelett infolge seiner Weichheit keine Schutzfunktion ausüben. Zu dieser Zeit ist der als „Butterkrebs" bezeichnete Flußkrebs extrem verwundbar gegenüber Kannibalen und Räubern. Deshalb stellen die Häutungszyklen sensible Stadien in der Lebensgeschichte dieser Tiere dar.

„Ich hatte einmal einen gezähmten Krebs (Astacus fluviatilis), den ich in einer Glasschale in Wasser von nur anderthalb Zoll Höhe hielt, da sich aus früheren Versuchen ergeben hatte, dass das Thier im tieferen Wasser, wahrscheinlich wegen Mangel an gehöriger Durchlüftung, nicht lange leben konnte. Allmählich wurde mein Gefangener sehr dreist, und wenn ich meine Finger an den Rand des Gefässes hielt, so ergriff er sie mit Geschwindigkeit und Energie an. Als ich ihn etwa ein Jahr hatte, glaubte ich eines Tages einen zweiten Krebs bei ihm zu finden. Bei näherer Betrachtung sah ich jedoch, dass es sein altes Kleid war, das er in höchst vollkommenem Zustande abgelegt hatte. Mein Freund hatte jetzt seinen Herohismus verloren und schwamm in grosser Unruhe hin und her. Er war ganz weich, und jedesmal, wenn ich in den nächsten zwei Tagen ins Zimmer trat, gerieth er in die grösste Angst. Am dritten Tage gewann er wieder Zutrauen und machte einen Versuch, seine Schere zu gebrauchen, wenn auch noch etwas zaghaft, und sie war noch nicht ganz so hart wieder wie sie gewesen war. In etwa einer Woche aber wurde er dreister als je zuvor, seine Waffen waren schärfer, er war kräftiger und ein Kniff von ihm war kein Spass"

(Robert BALL aus Dublin, in BELL 1853: „British stalked-eyed Crustacea").

Dieses historische Zitat beschreibt im damals üblichen, typisch weitschweifigen Stil auf tref-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

fende Weise die Häutung eines Flußkrebses im Aquarium, wie sie auch der Autor beobachten konnte.

Das Exoskelett

Das Exoskelett der Flußkrebse setzt sich aus einer dünnen, oberflächlichen Epicuticula und einer darunterliegenden, viel dickeren Procuticula zusammen (Abb. 1). In die Exocuticula ist das Pigment Melanin eingelagert. Die Exocuticula fehlt an den Gelenken. Der Häutungszyklus der Crustaceen kann in fünf Stadien (A bis E) unterteilt werden, wozu die physikalische Beschaffenheit des Exoskeletts herangezogen wird (DRACH 1939). Die Epicuticula enthält kein Chitin und bei den Crustaceen – im Gegensatz zu den Insekten – wenig Lipid. Folglich ist das Exoskelett nicht wasserdicht wie bei den Insekten, obwohl seine Dicke sowie der Besitz von Lipoproteiden einen gewissen Austrocknungsschutz gewährleisten. Unterbrochen wird das Exoskelett durch Poren von Drüsenkanälen. Fortsätze des darunterliegenden Epithels und des Nervengewebes führen bis in die Tastborsten (DENNELL 1960). Die Procuticula ist blättchenartig geschichtet. Sie zeigt das gewölbte Muster aufgrund der rotierten Schichten der Chitin-Protein-Mikrofribrillen, wie sie für das Bouligand Modell des Arthropodenexoskelettes typisch ist (DENNELL 1960; KUMMEL et al. 1970; NEVILLE 1975). Dieser Bau verleiht dem Exoskelett Stärke, vergleichbar dem Sperrholz. Nach der Häutung ist das Exoskelett relativ weich, und die Aushärtung der Epicuticula und Mineralisierung der Exocuticula beginnt. Danach bildet sich die Endocuticula, und die Kalzifizierung und Quinoneinlagerung von Epicuticula und Exocuticula wird abgeschlossen. Die innerste Schichte der Endocuticula, die Membranschichte, ist nicht kalzifiziert. Das Kalzium des alten Exoskelettes wird vor dessen Abstreifung resorbiert und in Form der Krebssteine (= Gastrolithen) gespeichert (Abb. 2). Diese bilden paarige Scheiben in der Wand des Vorderdarmes in der Herzregion (SCUDAMORE 1947). Die Gastrolithen von *Orconectes virilis* werden zwischen der Cuticulawand des Vorderdarmes und der darunterliegenden Epidermis gebildet. Wenn sich die Begrenzung der Darmwand bei der Häutung auflöst, fällt der Gastrolith in das Vorderdarmlumen, wo er sukzessive zerfällt und vom Darmepithel und der Mitteldarmdrüse resorbiert wird (TRAVIS 1960). Das Kalzium des Blutes wird zum Epithel, das unter dem Exoskelett liegt, befördert und im Kalzifizierungsprozeß wieder verwendet. Von essentieller Bedeutung ist die Rekalzifizierung der Mundwerkzeuge und Vorderdarmknöchelchen,

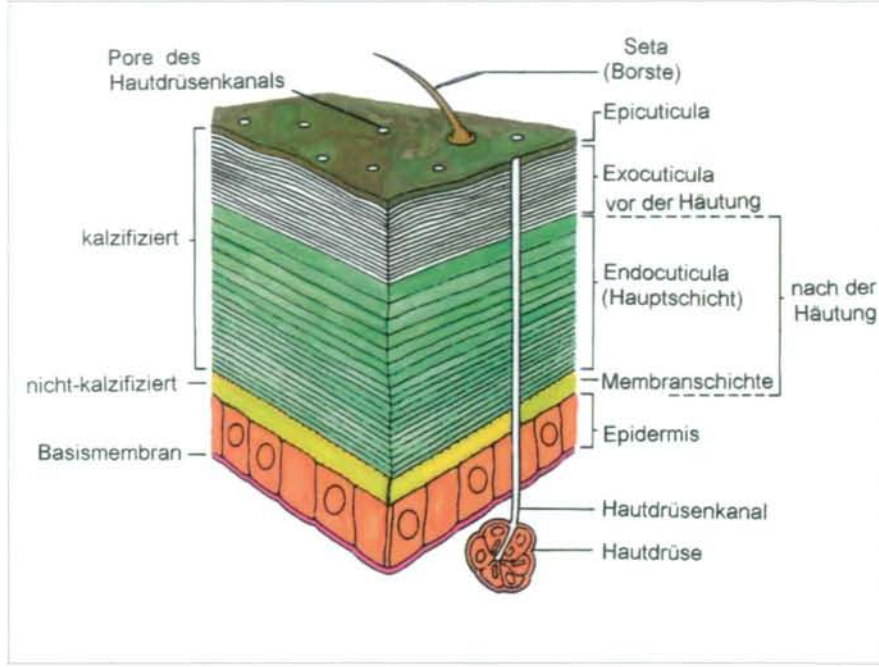

Abb. 1:
Querschnitt und Aufbau des Exoskelettes eines Flußkrebses. Nach LOWERY (1988).

Abb. 2:
Krebsaugen, Krebssteine oder Gastrolithen: Kalkreserven für den Panzeraufbau nach der Häutung.
Foto: G. MAGNUSSON.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

sodaß so rasch wie möglich wieder Nahrung aufgenommen werden kann. Die kleine Reserve, die im Körper zurückbehalten wird, dient diesem Zweck (CHAISEMARTIN 1967).

Die Menge von Kalziumsalzen, die in den Gastrolithen gespeichert wird, reicht nur für ca. 10 % der für die Mineralisation des Exoskeletts benötigten Menge aus. Der Rest geht verloren (GREENAWAY 1985). Unmittelbar nach der Häutung muß das Tier erhebliche Mengen Kalzium aus dem Wasser resorbieren, weshalb Flußkrebse in Gewässern mit niedrigen Kalziumgehalten nicht vorkommen können. Auf den Britischen Inseln kommt der Dohlenkrebs *Austropotamobius pallipes* nur im Wasser mit einem pH Wert zwischen 7 und 9 und einem Kalziumgehalt über 5 mg/l vor (JAY & HOLDICH 1981). „Krebsaugen", wie die Gastrolithen auch genannt wurden, finden sich vollkommen entwickelt bei erwachsenen Tiere nur im Spätsommer, gerade vor Beginn der Häutung.

> *„Einstmals sammelte man ‚Krebsaugen' in ungeheuren Mengen und verkaufte sie als Heilmittel gegen den Stein und andere Krankheiten. Sie nützen, da sie fast gänzlich aus kohlensaurem Kalk nebst ein wenig phosphorsaurem Kalk und organischer Substanz bestehen, gerade so viel wie Kreide oder kohlensaure Magnesia" (HUXLEY 1880).*

Beschreibung des Häutungsvorganges

Bereits HUXLEY (1880) hat den Häutungsvorgang folgendermaßen genau beschrieben:

> *Einige Stunden vor dem Beginn des Häutungsvorganges reibt der Krebs seine Beine aneinander, bewegt, ohne seinen Platz zu verändern, jedes Bein einzeln, wirft sich auf den Rücken, biegt seinen Schwanz und streckt ihn wieder und schüttelt gleichzeitig die Antennen. Durch diese Bewegungen gibt er den verschiedenen Theilen etwas Spielraum in ihren gelockerten Scheiden. Nach diesen vorbereitenden Schritten scheint der Krebs sich auszudehnen, aller Wahrscheinlichkeit nach infolge der beginnenden Zurückziehung der Gliedmassen ins Innere des Exoskelets des Körpers. Man hat nämlich bemerkt, dass, wenn man zu dieser Zeit das Ende einer der großen Klauen abbricht, dies leer erscheint, indem die darin enthaltenen Weichtheile sich ins zweite Glied zurückgezogen haben. Die weichen häutigen Theile des Exoskelets, welche das Hinterende des Schildes mit dem ersten Ringe des Abdomens verbinden, zerreissen und der mit dem neuen weichen Integumente bedeckte Körper bricht daraus hervor: er ist mit seiner dunkelbraunen Farbe leicht von dem grünlichen Braun des alten Integuments zu unterscheiden.*
> *Nachdem der Krebs soweit gekommen ist, ruht er eine Weile und beginnt dann wieder die Gliedmassen und den Körper zu schütteln. Durch das Hervordrängen des Körpers wird der Schild nach oben und vorn getrieben und bleibt nur in der Gegend des Mundes haften. Darauf wird der Kopf zurückgezogen und die Augen sowie die übrigen Anhänge aus ihrer alten Hülle herausgezogen. Alsdann werden die Beine hervorgezerrt, entweder je eins zur Zeit oder alle auf einer oder auf beiden Seiten zugleich. Manchmal reisst dabei ein Bein ab und bleibt in seiner Scheide stecken. Der Vorgang wird dadurch erleichtert, dass das alte Integument der Gliedmassen an der einen Seite der Länge nach aufspaltet.*
> *Wenn so die Beine frei geworden sind, zieht das Thier den Kopf und die Gliedmassen vollständig aus der früheren Bedeckung hervor, zieht mit einem plötzlichen Sprunge nach vorn, indem es das Abdomen streckt, auch dieses*

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

heraus und lässt das alte Skelet hinter sich liegen. Der Schild fällt wieder in seine gewöhnliche Lage und die Längsspalten an den Scheiden der Gliedmaassen schliessen sich so genau, dass das abgeworfene Integument ganz so aussieht wie das Thier im Anfange der Häutung. Das abgestreifte Exoskelet gleicht dem Krebse selbst, wenn derselbe ruhig ist, so sehr, dass die beiden, abgesehen von der leuchtenden Farbe des letzteren, nicht zu unterscheiden sind.

Nach der Häutung liegt der Eigenthümer der abgestreiften Haut, von den mächtigen Anstrengungen, die nicht selten verhängnisvoll ausgehen, ermattet, regungslos da. Statt mit einer harten Schale bedeckt zu sein, ist sein Integument weich und schlaff wie nasses Papier...

Ist der Häutungsprocess einmal so weit vorgeschritten, dass der Schild gehoben ist, so hält nichts den Krebs mehr in der Fortsetzung seiner Anstrengungen auf. Nimmt man ihn in diesem Zustand aus dem Wasser, so häutet er sich in der Hand weiter, und selbst ein Druck auf den Körper hemmt seine Bemühungen nicht.

Die Zeit, welche von der ersten Zerreissung des Integuments bis zur schliesslichen Befreiung des Thieres verstreicht, wechselt je nach der Kraft und nach den Umständen, in denen dieses sich befindet, zwischen zehn Minuten und mehreren Stunden. Die Chitinauskleidung des Magens sammt den Zähnen und den ‚Krebsaugen' werden ebenso wie das übrige cuticulare Exoskelet abgeworfen, zerfällt indessen und wird im Magen aufgelöst. Das neue Integument des Krebses bleibt ein bis drei Tage weich; merkwürdigerweise scheint das Thier sich seiner hülflosen Lage ganz bewusst zu sein und verhält sich demgemäss."

Dieses historische Zitat zeigt anschaulich, wie genau vor mehr als hundert Jahren der Häutungsvorgang beobachtet worden war. Die Beschreibung ist so präzise, daß sie bis heute volle Gültigkeit besitzt. Die Abb. 3 zeigt einen frischgehäuteten Krebs neben seiner alten Exuvie.

Abb. 3:
Häutungsrest (Exuvie) eines Kamberkrebses *Orconectes limosus*.
Foto: W. Köstenberger.

Lebensabschnitte

Die Lebensabschnitte eines Flußkrebses bestehen aus einer Reihe von Häutungen, bei denen die Tiere wachsen, und den Zwischenhäutungsphasen. Das typische Wachstumsmuster am Beispiel einer Population des Dohlenkrebses *A. pallipes* im Fluß Ouse, England (Pratten 1980) zeigen die Abb. 4 und Tab. 1. Die Tiere schlüpfen im Mai. Während des ersten Sommers absolvieren sie – je nach der Umgebungstemperatur – sieben bis acht Häutungen. In den darauffolgenden Jahren wiederholt sich jeden Sommer derselbe Zyklus, aber jedes Jahr nimmt die Anzahl der

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

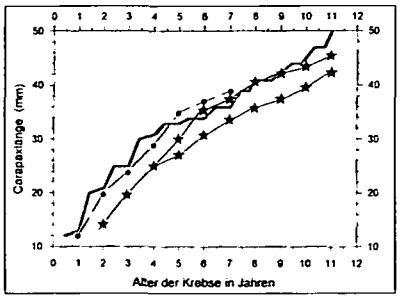

Abb. 4:
Wachstum von drei Populationen des Dohlenkrebses *Austropotamobius pallipes* in England: Stausee im Süden. — HOGGER (1984); Fluß im Süden, ● PRATTEN (1980); Fluß im Norden, ★ BROWN (1979).

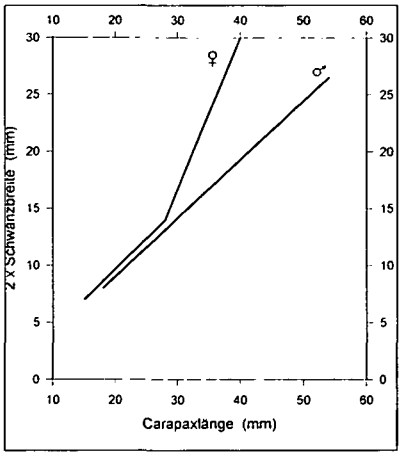

Abb. 5:
Differentielles Wachstum beim Dohlenkrebs *Austropotamobius pallipes*. Beziehung zwischen Schwanzbreite und Carapaxlänge. Nach HOGGER (1984).

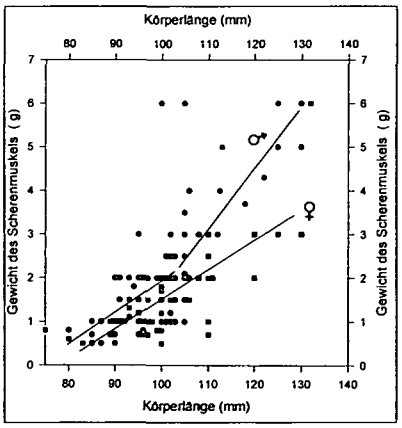

Abb. 6:
Beziehung zwischen dem Gewicht des Scherenmuskels und der Körperlänge beim Galizischen Sumpfkrebs *Astacus leptodactylus* (die Gewichte der Muskeln des Propodus, Carpus und Merus sind addiert). ■ = Weibchen, ● = Männchen. Nach KÖKSAL (1988).

Häutungen ab, bis ein Minimum von einer Häutung pro Jahr erreicht wird. Wenn die Weibchen geschlechtsreif werden, häuten sie sich nur einmal pro Jahr, da sie im Frühjahr Eier tragen und sich nicht häuten können bis die Jungen schlüpfen. Ab Eintritt der Geschlechtsreife wachsen die Weibchen daher im allgemeinen langsamer als die Männchen.

Schon CHANTRAN (1870) hat die Frage der Häufigkeit der Häutung von Krebsen offenbar am „écrevisse à pieds rouges" (der heute als Edelkrebs *Astacus astacus* bekannt ist) sehr sorgfältig untersucht und erklärt:

> ***„Der junge Krebs häutet sich nicht weniger als achtmal in den ersten zwölf Monaten. Die erste Häutung findet 10 Tage nach dem Ausschlüpfen statt, die zweite, dritte, vierte und fünfte in Zwischenräumen von je 20 bis 25 Tagen, sodass sich das junge Thier im Laufe von 90 bis 100 Tagen während der Monate Juli, August und September fünfmal häutet. Vom letztgenannten Monat bis zum Ende des Aprils des nächsten Jahres findet keine Häutung statt. Die sechste erfolgt im Mai, die siebente im Juni und die achte im Juli. Im zweiten Jahre seines Lebens häutet sich der Krebs fünfmal, nämlich im August und September und im folgenden Mai, Juni und Juli. Im dritten Jahre häutet er sich gewöhnlich nur zweimal, im Juli und im September. In höherem Alter häuten sich die Weibchen nur einmal im Jahre, vom August bis September, während die Männchen es zwei mal thun, das erste mal im Juni und Juli, und dann im August und September."***

Weil die Wachstumsrate von Flußkrebsen von der Anzahl der Häutungszyklen abhängt, die sie während eines Jahres vollenden können, sind die Faktoren, die die Häutungszyklen kontrollieren, erforscht worden. Das Verständnis des Zyklus erfordert eine genaue Beschreibung der Vorgänge des komplexen Häutungsablaufes, die in der Regel durch eine Reihe von formalen Stadien, wobei jedes einzelne durch einen Namen oder ein Symbol belegt wird, beschrieben wurde. Beschreibungen derartiger Häutungszyklen für den Galizischen Sumpfkrebs *A. leptodactylus* und *O. virilis* findet man in Tab. 2.

In Wirklichkeit ist der Lebenszyklus eines Tieres ein Kontinuum, und die in Tab. 2 aufgelisteten Stadien, sind nur einfache formale Unterteilungen. Das Zwischenhäutungsstadium C4 sieht unbedeutend aus, aber in der Realität ist es die funktionale Hauptphase im Leben eines Flußkrebses, während der er frißt, sich fortpflanzt und neue Reserven für die nächste Häutungsperiode aufbaut. Der zeitliche Ablauf des Häutungszyklus wird vom endokrinen System des Krebses kontrolliert und beinhaltet die Aktivität des X und Y Organes und die Ausschüttung des Hormons Crustecdyson. Außerdem wird der Prozeß durch den Ernährungszustand des Tieres sowie Temperatur- und Lichtbedingungen beeinflußt. In der temperierten Klimazone scheinen bei den Flußkrebsen die Häutungen bis zu einem gewissen Grad synchron zu verlaufen, d. h. die erwachsenen Tiere häuten sich nahezu gleichzeitig (PRATTEN 1980). Nach der Häutung sind die Krebse weich und verletzbar und die zeitliche Synchronisation könnte eine Strategie sein, um Kannibalismus verhindern. Die Häutungsperiode dauert beispielsweise beim Dohlenkrebs *A. pallipes* einige Tage. Bei Jungtieren ist die Synchronisation der Häutung nicht belegt.

Messung des Wachstums

Es ist nicht einfach, das Alter eines Flußkrebses zu bestimmen, weil den Tieren durch die Häutung kein dauerhaftes Zeichen bleibt, wie beispielsweise die Wachstumsringe an den Schuppen oder Gehörsteinchen (= Otolithen) der Fische. Verschiedene Kriterien wurden verwendet, um die Größe und das Wachstum von Flußkrebsen zu beschreiben:

1. Carapaxlänge = Länge des Carapax von der Rostrumspitze bis zum hinteren Rand des Carapax an der dorsalen Mittellinie. Die Carapaxlänge in Abhängigkeit vom Alter wird häufig für die Darstellung des Wachstummusters von Populationen verwendet. Solche

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Studien (Abb. 4) erfordern die Kenntnisse der Lebensgeschichte von Individuen über eine Reihe von Häutungen. Die erforderlichen Informationen können nur durch Fang-Markierung und Wiederfang-Techniken einer hohen Anzahl von Individuen erhalten werden.

2. Jährliche spezifische Wachstumsrate (g) (BREWIS & BOWLER 1982): $g = \log e\ W_t / W_0$, wobei W_t und W_0 die Lebendgewichte am Ende und Anfang eines Zeitraumes von 12 Monaten darstellen.

3. Größenzunahme bei der Häutung (M_t) (BREWIS & BOWLER 1982): Zunahme der Carapaxlänge vor und nach einer Häutung von Individuen.

4. Prozentsatz der Carapaxlänge vor der Häutung (PCMI) (BREWIS & BOWLER 1982). Tab. 3 zeigt den Vergleich zwischen der Größenzunahme bei der Häutung (M_t) und PCMI für eine Population von *A. pallipes* in Nordengland. M_t und PCMI verhalten sich zueinander verkehrt proportional.

Zusätzlich zu den obgenannten Parametern wurde das Muster des differentiellen Wachstums beschrieben, das bei verschiedenen Stadien des Lebenszyklus auftritt, indem das Größenverhältnis von verschiedenen Körperteilen zueinander untersucht worden ist. Wie Abb. 5 und 6 zeigen, werden externe Sexualdimorphismen erst bei der Geschlechtsreife deutlich, z. B. die Form der Scheren und des Abdomens (RHODES & HOLDICH 1979; THOMAS 1983; HOGGER 1984). Bei Jungtieren und Männchen ist das Wachstum des Abdomens nahezu isometrisch, aber Weibchen zeigen ein positiv allometrisches Wachstums; vor der Pubertät und bei der Reifehäutung tritt eine deutliche Zunahme der relativen Breite des Abdomens auf (Abb. 5). Nach der Reifehäutung nimmt der Grad der Allometrie ab. Eine weitere überproportionale Größenzunahme des weiblichen Abdomens würde die Grenzen der Leistungsfähigkeit überschreiten (HARTNOLL 1982).

Im Gegensatz dazu ist das Wachstum der Scheren bei Jungtieren und Weibchen nahezu isometrisch, bei den Männchen aber steigt der Grad der Allometrie bei der Vor-Reifehäutung, und bei der Reifehäutung ist eine weitere deutliche Zunahme der Allometrie festzustellen (Abb. 6). Wie beim weiblichen Abdomen erreichen die männlichen Scheren bei der Geschlechtsreife ihre volle funktionelle Größe unter minimierter Resourcenverschwendung. Die Allometrie der Scheren kann sich auch nach der Reifehäutung fortsetzen (HARTNOLL 1982; KOKSAL 1988). Die Beziehung zwischen der gesamten Körperlänge und der Cephalothoraxlänge für den Signalkrebs (HOGGER 1984) zeigt Abb. 7, für den Edelkrebs *A. astacus* nach Daten von T. KAUFMANN aus dem Waldviertel Abb. 8.

Für *A. pallipes* gilt folgende Formel: GL = 1,64 CL + 16,9 wobei GL die Gesamtlänge und CL die Carapaxlänge ist. Beide Längen werden in Millimeter angegeben (MORIARTRY 1973). In Tab. 4 sind einige lineare Regressionen zwischen Körperlänge und Cephalothoraxlänge zusammengestellt.

Meist wird die Carapaxlänge als der Parameter ausgewählt mit dem die Größe der Tiere angegeben wird, weil sie leicht und einfach meßbar ist. Jedenfalls erlaubt die Carapaxlänge nicht immer ein vollständiges Bild, wenn es darum geht, zwei Arten miteinander zu vergleichen. Das geht auch aus Abb. 9 hervor, wo die Beziehung zwischen dem Körpergewicht und der gesamten Körperlänge für *A. astacus* und *P. leniusculus* aus dem Rogle Teich, Südschweden, dargestellt ist: *P. leniusculus* ist bei der gleichen Körperlänge schwerer als *A. astacus* (ABRAHAMSON 1971). Die Beziehung zwischen dem Körpergewicht und der gesamten Körperlänge für *A. leptodactylus* (KOKSAL 1988) zeigt Abb. 10. Interessant wäre in diesem Zusammenhang natürlich auch ein Vergleich des verwertbaren Fleisches.

Wenn andere Größenparameter als die Carapaxlänge herangezogen werden, kann als Faustregel gelten, daß die gesamte Körperlänge etwa der doppelten Carapaxlänge entspricht (LAHTI & LINDQVIST 1983). Abb. 11 zeigt das Verhältnis von Körpergewicht und Carapaxlänge für Edelkrebse aus dem Waldviertel (T. KAUFMANN unpubl. Daten).

Wachstumsraten im Vergleich

HUXLEY (1880) stellte fest, daß der Dohlenkrebs *A. pallipes* in der Jugend rasch wächst, aber mit fortschreitendem Alter immer langsamer an Größe zunimmt.

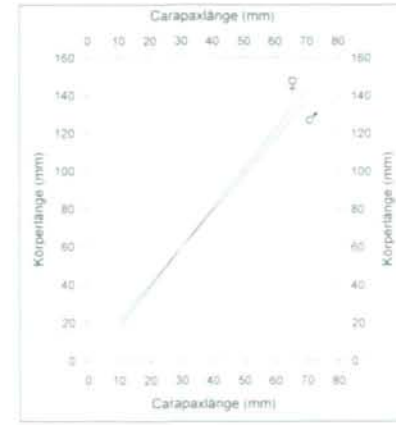

Abb. 7:
Beziehung zwischen der Körperlänge und der Carapaxlänge beim Signalkrebs *Pacifastacus leniusculus*. Nach HOGGER (1984).

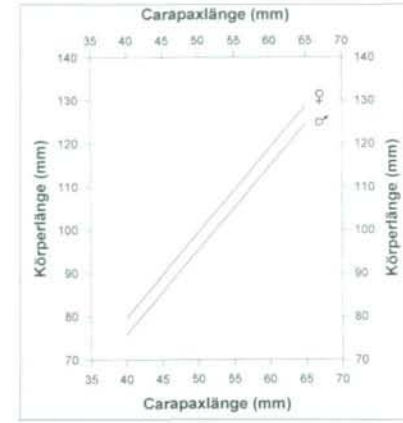

Abb. 8:
Beziehung zwischen der Körperlänge und der Carapaxlänge beim Edelkrebs *Astacus astacus* aus dem Waldviertel. Daten von T. KAUFMANN aus dem Jahr 1992.

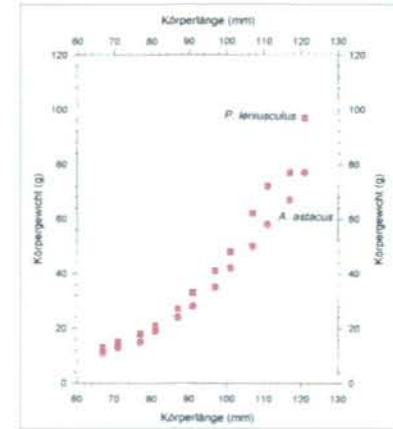

Abb. 9:
Beziehung zwischen Körpergewicht und Körperlänge beim Edelkrebs *Astacus astacus* (706 Tiere) und beim Signalkrebs *Pacifastacus leniusculus* (220 Tiere) aus dem Rogle Teich, Südschweden. Nach ABRAHAMSSON (1971).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

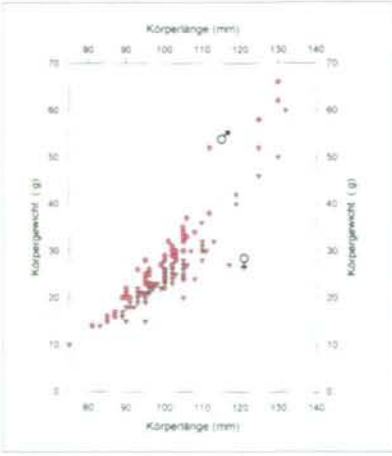

Abb. 10: Beziehung zwischen Körpergewicht und Körperlänge beim Galizischen Sumpfkrebs *Astacus leptodactylus* aus dem Egridir See. ● = Männchen, ■ = Weibchen. Nach KÖKSAL (1988).

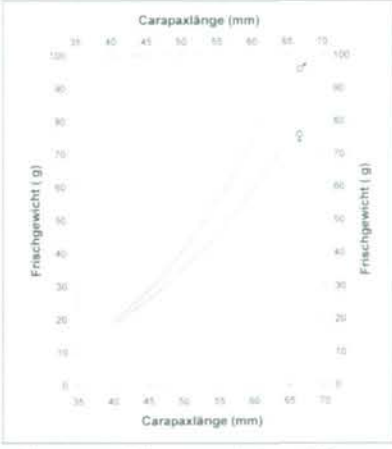

Abb. 11: Beziehung zwischen Körpergewicht und Carapaxlänge für den Edelkrebs *Astacus astacus* aus dem Waldviertel. Daten von T. KAUFMANN aus dem Jahr 1992.

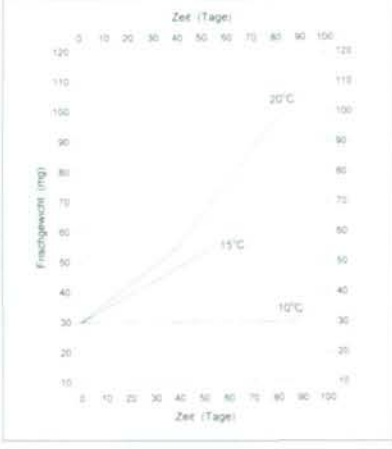

Abb. 12: Beziehung zwischen dem Körpergewicht und der Wassertemperatur unter Laborbedingungen bei 0+ Jungtieren des Dohlenkrebses *Austropotamobius pallipes*. Nach PRATTEN (1980).

„Das junge Thier, das eben das Ei verlassen hat, ist von gräulicher Farbe und etwa 9 mm lang. Am Ende des Jahres kann er fast 4,5 cm erreicht haben. Krebse von einem Jahre sind durchschnittlich 6 cm lang, von zwei Jahren 8,5 cm, von drei Jahren 10,5 cm, von vier fast 13,5 cm und von fünf Jahren 15 cm lang. Sie wachsen auch dann noch fort, bis sie in Ausnahmefällen 20-25 cm Länge erreichen. Mit welchem Alter sie diese ungewöhnlichen Dimensionen erreichen, ist indessen unbekannt. Wahrscheinlich kann das Leben dieser Thiere 15-20 Jahre dauern. Die Reife scheinen sie, soweit sie die Fähigkeit der Fortpflanzung betrifft, mit fünf oder gewöhnlich sechs Jahren zu erreichen. Indessen habe ich ein Weibchen mit Eiern unter dem Abdomen von nur 6 cm Länge, also wahrscheinlich erst zwei Jahren, gesehen. Die Männchen sind in der Regel größer als die gleichaltrigen Weibchen."

Auch diese Beobachtung für die einzige auf den Britischen Inseln einheimische Art ist bis heute gültig.

SOUBEIRAN (1865), dessen Beobachtungen sich auf den „écrevisse à pieds rouges" beziehen (der heute als Edelkrebs *A. astacus* bekannt ist), stellt das Ergebnis seiner Untersuchungen über das Wachstum von bei Clairefontaine, unweit Rambouillet, aufgezogenen Krebsen in Tab. 5 zusammen.

Die Daten bezüglich des Wachstums zwischen verschiedenen Arten als auch zwischen verschiedenen Populationen ein- und derselben Art weisen erhebliche Unterschiede auf. Eine Zusammenstellung von Größenangaben für Populationen von *A. pallipes* von verschiedenen Orten zeigt Tab. 6. Ebenso gibt es Unterschiede hinsichtlich des Alters bei der Geschlechtsreife und der erreichbaren Körpergröße zwischen den verschiedenen Arten. Die Wachstumsraten für verschiedene Arten und Populationen von Flußkrebsen im Vergleich nach verschiedenen Literaturangaben veranschaulicht Tab. 7. Vor Verallgemeinerungen aus den wenigen verfügbaren Literaturquellen muß jedoch gewarnt werden.

Das offensichtlichste Ergebnis aus Tab. 7 ist, daß der Nordamerikanische Signalkrebs *P. leniusculus* unter den untersuchten Flußkrebsen der nördlichen temperierten Zone am schnellsten wächst. Exemplare von 50 mm Carapaxlänge erhielt man erst nach drei Jahren sowohl in Großbritannien als auch Schweden, obwohl diese Art nicht so rasch im kalten wie im warmen Wasser wächst, wie beispielsweise im Sacramento River, USA (hier hatte man ein noch schnelleres Wachstum erwartet). Rasches Wachstum ist nicht das einzige Kriterium für die aquakulturelle Bedeutung einer Krebsart (WICKINS 1982, 1983), aber der Signalkrebs hat auch eine hohe Anzahl von Eiern und Jungen im Vergleich mit anderen Arten. Populationen dieser Art wurden aus dem kalten Lake Tahoe mit jenen des warmen Sacramento River verglichen (SHIMIZU & GOLDMAN 1983). Die Vorteile der erhöhten Temperatur für das Wachstum und andere Parameter sind auffällig (Tab. 8).

Während *P. leniusculus* in der temperierten Klimazone aus aquakultureller Sicht am besten abschneidet, wird er in wärmeren Regionen vom Roten Amerikanischen Sumpfkrebs *P. clarkii* übertroffen. Unter günstigen Bedingungen wächst letztere Art innerhalb von 100 Tagen zu einer vermarktbaren Größe heran. Außerdem besitzt *P. clarkii* den Vorteil eines Sumpfbewohners: hohe Toleranz gegenüber schlechter Wasserqualität.

Die Rolle der Populationsdichte muß bei der Evaluierung von Wachstumsdaten ebenfalls berücksichtigt werden. Beispielsweise wurden hohe Wachstumsraten beschrieben, als der Signalkrebs *P. leniusculus* erstmals in einen englischen See ausgesetzt worden war, aber sie konnten nicht gehalten werden als die Populationsdichte anstieg und Abweide-Effekte sichtbar wurden (HOGGER 1986a, b).

Der Einfluß der Umweltfaktoren auf das Wachstum geht aus Tab. 7 nicht hervor, außer daß die Temperatur bei verschiedenen geographischen Breitegraden unterschiedlich ist. Vergleiche der Populationen des Edelkrebses *A. astacus* aus Nord- und Südschweden haben gezeigt, daß die Tiere aus dem Norden größer

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

waren, aber die Populationsstruktur war ziemlich verschieden. Übervölkerung hatte deutliche Auswirkungen in der südlichen Population (ABRAHAMSSON 1972).

Der Einfluß von Umweltfaktoren auf Wachstum und Häutung

Temperatur

Präzise Daten hinsichtlich der Wachstumsraten sind in der Natur schwierig zu erhalten, weil es unmöglich ist, das präzise chronologische Alter eines zufällig entnommenen Tieres zu bestimmen. Um den Einfluß der Temperatur auf natürliche Populationen zu beschreiben, bedarf es der Kombination von Freilanddaten mit Experimenten im Labor unter kontrollierten Bedingungen.

Wachstumsraten von 0+ Jungen einer britischen *A. pallipes* Population wurden bei 10, 15 und 20°C verglichen (Abb. 12). Das Wachstum zwischen 15 und 20°C war nicht signifikant verschieden, aber bei 10°C wurde ein Stillstand des Wachstums verzeichnet (PRATTEN 1980). Bei südlichen Populationen wurden im ersten Lebensjahr mehr Häutungen beobachtet als bei nördlichen Populationen. Im Norden überschritt die Wassertemperatur selten 17°C, während im Süden Temperaturen über 20°C häufig aufgetreten sind (BROWN & BOWLER 1979; PRATTEN 1980). Trotz der Unterschiede bezüglich der Häutungsfrequenz war der Unterschied der Größenzunahme bei den einzelnen Häutungen zwischen den beiden Populationen nicht signifikant unterschiedlich. Die Carapaxlänge am Ende des ersten Wachstumsjahres wurde für vier Populationen von *A. pallipes* von verschiedenen Teilen Großbritanniens verglichen (MEES 1983). Dabei hat sich herausgestellt, daß der Hauptfaktor für die Wachstumsraten die Temperatur ist. Tiere aus großen Seen wachsen langsamer als Fließgewässerbewohner, weil der größere Wasserkörper länger braucht um die sommerlichen Maximaltemperaturen zu erreichen und niemals so warm wird wie die Flüsse (MEES 1983).

Populationen von *P. leniusculus* aus dem kalten Lake Tahoe sind mit denjenigen aus dem wärmeren Sacramento River verglichen worden (Tab. 8). Im Fluß entwickelten sich die Tiere rascher und erreichten die Geschlechtsreife in zwei Jahren, während sie im See erst nach drei Jahren erreicht wurde (SHIMIZU & GOLDMAN 1983). Die höhere Wachstumsrate war eher auf eine größere Größenzunahme bei den einzelnen Häutungen als auf eine erhöhte Häutungszahl pro Jahr zurückzuführen. Das ist ein Unterschied zu den britischen Ergebnissen an *A. pallipes* (PRATTEN 1980).

Höhere Temperaturen können das Wachstum durch eine erhöhte Größenzunahme bei der Häutung beschleunigen, aber dieser offensichtliche Vorteil kann durch eine niedrigere Überlebensrate ausgeglichen werden. Beim Studium von *P. leniusculus* bei 15, 18 und 21°C wurde das schnellste Wachstum bei 21°C erreicht, aber die Überlebensrate war bei 15°C höher und die erzielte Biomasse war bei 18°C am höchsten (MASON 1979).

Dichte

Bei dichten Populationen des Edelkrebses *A. astacus* ist die Rekrutierung von Jungen niedrig, aber wenn große dominante Männchen weggefangen werden, ändert sich die Situation. Wenn Exemplare von *A. astacus* erstmals in einem See ausgesetzt werden, wachsen die Tiere rasch, aber diese Wachstumsrate nimmt bei zunehmender Populationsdichte ab (ABRAHAMSSON 1966, 1972). Auch bei *P. leniusculus* sind hohe Wachstumsraten erzielt worden, als sie erstmals in einem südenglischen See ausgesetzt wurden (HOGGER 1986b). Aber in beiden Fällen ist es schwierig zwischen dem Einfluß der Dichte an sich und dem sekundären Einfluß anderer Umweltfaktoren zu unterscheiden.

Es ist schwierig, die Dichte verschiedener Flußkrebspopulationen in der Natur zu vergleichen. Die Tiere bewohnen Spalten und Verstecke. Deshalb ist die Tragkapazität einer bestimmten Wasserfläche von der Zusammensetzung des Gewässerbodens und der Uferstrukturen abhängig. Das ist von emminenter Bedeutung für die Gestaltung eines Teiches oder Kulturbeckens. Es gibt nur wenige Arbeiten, die systematisch den Einfluß der Sedimentzusammensetzung auf die Tragkapazität einer bestimmten Wasserfläche untersucht haben (MEES 1983), obwohl ihre Bedeutung in der Praxis anerkannt ist, was durch die Ein-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

bringung von Versteckmöglichkeiten in Kulturanlagen bewiesen worden ist.

Bei *Orconectes virilis* ist gezeigt worden, daß die Anwesenheit großer Männchen das Wachstum von Weibchen und Jungen unterdrückt, aber – wie bei *A. astacus* – konnte nach dem Entfernen dieser dominanten Individuen die Rekrutierung von Jungen und das Wachstum der restlichen Population neuerlich entfacht werden (MOMOT & GOWING 1977a, b, c). In vier Seen in Michigan sind die Wachstumsraten von Populationen von *O. virilis* verglichen worden. Dabei hat sich allerdings herausgestellt, daß die größte Wachstumsrate und die höchste Anzahl von Nachkommen bei der dichtesten Population festgestellt wurde (FRANCE 1985). Dieses Ergebnis wurde so interpretiert, daß die Tiere noch keine Konzentration erreicht hatten, die sich nachhaltig auf das Wachstum und die Reproduktion ausgewirkt hätte.

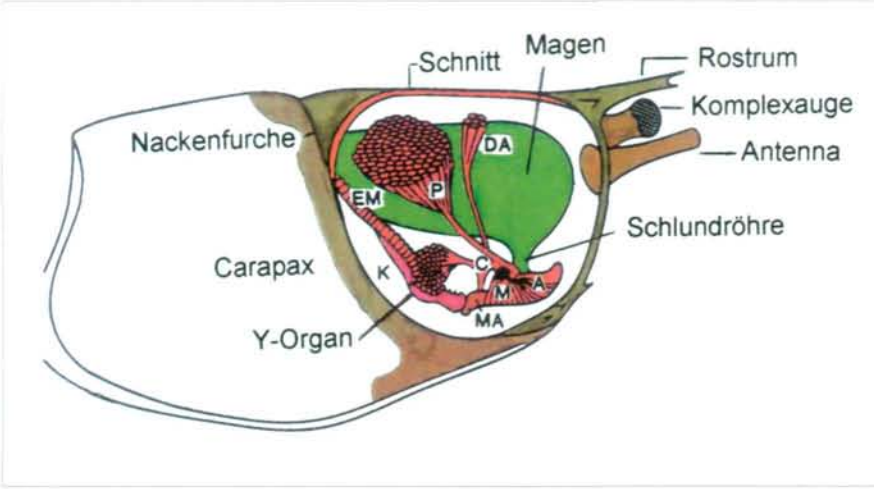

Abb. 13:
Die Lage des Y-Organes beim Kamberkrebs *Orconectes limosus*. A = Mandibel-Adductor; AN = Antenne; C = Kopf-Fortsatz; DA = vordere Dorsoventral-Muskeln; EM = Epidermis-Attractor; K = Branchialkammer; M = Haupt-Mandibel-Adductor; MA = Mandibel; P = hinterer Mandibel-Adductor. Nach BURGHAUSE (1975).

Wasserqualität: Kalkgehalt und pH-Wert

Bei der Häutung verlieren die Tiere bis zu 90 % des Kalkmaterials aus ihrem Exoskelett und müssen es danach aus ihrer Nahrung und dem Wasser ersetzen, in dem sie leben. Bei Erwachsenen von *O. virilis* wird die Kalziumaufnahme unter einem pH-Wert von 5,75 beeinträchtigt. Unter einem pH-Wert von 4 wird dieser Prozeß gänzlich verhindert. Die Toleranz dieser Tiere hängt von ihrem Stadium im Häutungszyklus ab. Bei pH 4 überlebten die Tiere im Zwischenhäutungsintervall zehn Tage, während sie bei der Häutung gestorben sind (MALLEY 1980). Obwohl das Haupt-Ion Kalzium ist, wurde betont, daß die Verfügbarkeit von Bikarbonaten auch vom pH-Wert abhängig ist, und daß niedrige Konzentrationen dieses Ions die Kalziumaufnahme schwächen. In kalkarmen Gebieten kann die Schneeschmelze den pH-Wert in oligotrophen Seen senken. Normalerweise liegen aber diese Ereignisse außerhalb der Häutungssaison der Krebse. Dennoch ist die Versauerung – besonders in Norwegen – ein ernstzunehmendes Umweltproblem.

Die hormonelle Kontrolle von Wachstums, Häutung und Fortpflanzung

Der Beginn der Häutung (Beginn des Stadiums D0) wird vom Hormon Ecdyson kontrolliert, das vom Y-Organ ausgeschüttet wird, welches gleich hinter der Schlundröhre liegt (BURGHAUSE 1975; Abb. 13). Bei Tieren in der Zwischenhäutungsphase wird die Aktivität des Y-Organes durch das „moult-inhibiting-hormone" (MIH), das durch das X-Organ im Augenstiel ausgeschüttet wird, unterdrückt. Es handelt sich also um eine Art Gegenspieler auf hormoneller Ebene. Die beidseitige Entfernung des Augenstieles eines Krebses im Zwischenhäutungsstadium (C4) führt zur Produktion von Alpha-Ecdyson durch das Y-Organ. Bei einigen Tieren wird der Beginn der Häutung eingeleitet. Das erste Anzeichen einer bevorstehenden Häutung ist die beginnende Gastrolithbildung in der Wand des Vorderdarmes (Reviewartikel von SKINNER 1985). Die Ecdysone werden vom Cholesterin abgeleitet, das ein notwendiger Bestandteil der Nahrung der Krebse ist und vom Körper selbst nicht synthetisiert werden kann. Wie die hormonelle Kontrolle jedoch in allen Details funktioniert, ist noch nicht vollständig erforscht. Das „moult-inhibiting-hormone" ist – mit Ausnahme seiner Wirkung und Funktion – noch nicht isoliert oder identifiziert worden. Das in der alpha-Form vom Y-Organ sezernierte Ecdyson wird vom darauf reagierenden Gewebe in die beta-Form, das „Crustecdyson" umgewandelt (STEVENSON 1985). Bei *P. clarkii* führt die Entfernung der Augenstiele zur Häutung und erhöht die Größenzunahme bei den einzelnen Häutungen, obwohl eine erhöhte Mortalität bei diesen Tieren zu verzeichnen war (NAKATNI &

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

OTSU 1979). Die Injektion von Extrakten des Y-Organes oder von gereinigtem Ecdyson regt den Häutungszyklus an. Nach der Injektion der aktiven oder beta-Form des Ecdysons, das in Methanol und Salzlösung im Verhältnis von 0,5 mg pro g Körpergewicht gelöst ist, beginnt *P. clarkii* mit Häutungsvorbereitungen und der Bildung von Gastrolithen (TYSON & JENKIN 1974). Einige Arbeiten beschäftigen sich mit der Rolle der Tageslänge auf den Häutungs- und Fortpflanzungszyklus. Bei *O. virilis* unterdrückt kontinuierliche Finsternis im Spätsommer die Entwicklung der Eierstöcke und die Häutung. Bei zu dieser Jahreszeit normalen Tageslichtstunden entwickelten sich die Eierstöcke normal und ein kleiner Prozentsatz der Individuen entwickelte Gastrolithe. Verlängertes Tageslicht von 20 Stunden bewirkte bei 54 % der Tiere den Eintritt in die Vorhäutungsphase, Stadium D0, die Entwicklung von Gastrolithen, und später sogar die Häutung. Einige Tiere starben nach der Häutung. Es blieb jedoch unklar, ob dies einer normalen Häutungsmortalität entsprach (STEPHENS 1955).

Zusammenfassung

Im Unterschied zu primitiven Arthropoden, deren Körper aus gleichartigen Segmenten besteht, ist bei den Flußkrebsen jedes Segment mit seinen Extremitäten für eine besondere Funktion angepaßt. Krustentiere haben keine wasserfeste Cuticula wie Insekten, und benötigen daher aquatische oder feuchte terrestrische Lebensräume zum Überleben. Wie allen anderen Arthropoden können Flußkrebsen ihre Körpergröße nur verändern, wenn sie periodisch durch Häutung ihr Außenskelett abstreifen. Unmittelbar nach der Häutung kann das Außenskelett keine Schutzfunktion ausüben. Zu dieser Zeit ist der als „Butterkrebs" bezeichnete Flußkrebs extrem verwundbar. Deshalb stellen die Häutungszyklen sensible Stadien in der Lebensgeschichte dieser Tiere dar.

Nach einer Beschreibung des Außenskelettes, des Häutungsvorganges und der Lebensabschnitte der Flußkrebse werden verschiedene Körpermaße erläutert, die für die Beschreibung des Wachstums verwendet wurden. Sekundäre externe Geschlechtsunterschiede, wie Form und Größe der Scheren und des Hinterleibes, treten erst bei der Geschlechtsreife durch positiv allometrisches Wachstum deutlich hervor. Schließlich werden die Wachstumsraten verschiedener Flußkrebsarten miteinander verglichen. Der nordamerikanische Signalkrebs *P. leniusculus* wächst unter den Flußkrebsarten der nördlichen temperierten Zone am schnellsten. In wärmeren Regionen wird er jedoch vom Roten Amerikanischen Sumpfkrebs *P. clarkii* übertroffen: unter günstigen Bedingungen wächst letzerer innerhalb von 100 Tagen zu einer vermarktbaren Größe heran. Danach werden Umweltfaktoren besprochen, die Wachstum und Häutung von Flußkrebsen beeinflußen. Am Ende des Artikels wird kurz die hormonelle Kontrolle von Wachstum, Häutung und Fortpflanzung im Körper des Flußkrebses besprochen.

Danksagung

Ich bedanke mich bei T. KAUFMANN für Meßdaten bezüglich verschiedener Körperparameter (Körperlänge, Carapaxlänge und Körpergewicht) an einer Waldviertler Edelkrebspopulation, für die Regressionsgleichungen, die diese Parameter in Beziehung zueinander setzen, und für die Anpassung des Wachstumsmodelles von Ludwig von BERTALANFFY an verschiedene Daten aus der Literatur. L. FORSMANN und G. MAGNUSSON (GörmanGruppen) gestatteten freundlicherweise den Abdruck der Abb.2.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 1: Häutungsfrequenz einer flußbewohnenden Population von *Austropotamobius pallipes* aus Südengland (nach PRATTEN 1980). * In wärmeren Jahren können sich juvenile Tiere einmal öfter pro Jahr häuten. ** Falls das Weibchen nicht eiertragend ist.

Altersklasse	Anzahl der Häutungen*		Mittlere Carapaxlänge
	Männchen	Weibchen	(mm)
0+	7	7	12,7
1	4	4	20,0
2	2	2	24,3
3	2	2**	29,0
	Geschlechtsreife		
4	2	1	32,6
5	1	1	35,0
6	1	1	37,6

Tab. 2:
Kriterien für die Unterscheidung einzelner Stadien des Häutungszyklus bei Astacoidea.

Orconectes virilis	*Astacus leptodactylus*
TRAVIS (1965)	van HERP & BELLON-HUMBERT (1978)
Stadium A	
Weiche Haut	Weiche Haut
Reduktion der Epidermiszellen	A1 weiche Pereiopoden
Bildung der Epi- und Exocuticula	A2 steifere Pereiopoden
Stadium B	
Pergamentartige Haut	Pergamentartige Haut
Kalzifizierung der Exocuticula	B1 Propodus und Merus beweglich
	B2 Propodus und Merus spröde
	Beginn der Sekretion der Endocuticula
Stadium C	
Aushärtung der Cuticula	
Epidermis und Cuticula haben Kontakt	
C1	C1 Beweglicher Carapax
C2	C2 Unbeweglicher Carapax
C3 Endocuticula vervollständigt	C3 Carapax kalzifiziert
Bildung der Membranschichte	Bildung der Membranschichte
C4 Kalzifizierung der gesamten Cuticula	C4 Zwischenhäutungsphase
Stadium D: Vorbereitung für die Häutung	
D0 Trennung der Epidermis	D0 Ablösung der Cuticula, Bildung der Epicuticula
D1 Verlängerung der Epidermiszellen	D1 Vollendung der Epicuticula
D2 Resorption der Membranschichte, Bildung der Epicuticula, Sekretion der Endocuticula	D2 Beweglicher Rand zum Branchiostegit, Sekretion der Exocuticula
D3 Resorption der alten Cuticula, Verdickung der Epicuticula, Vollendung der Exocuticula	D3 Weicher Rand zum Branchiostegit
D4 wie D3	D4 Spalt zwischen Thorax und Abdomen
Stadium E	
Ecdysis oder Häutung	

Zwischen-Häutungsphase = normale funktionale Periode der Lebensgeschichte

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 3:
Gegenüberstellung von absoluter Größenzunahme pro Häutung (MI) und dem Prozentsatz der Carapaxlänge vor der Häutung (PCMI), die für die Beschreibung des Wachstums von Flußkrebsen verwendet worden sind. Die Daten gelten für Männchen einer Dohlenkrebspopulation (*Austropotamobius pallipes*) aus Nordengland (nach BREWIS & BOWLER 1985).

Größenklasse		1. Häutungsperiode			2. Häutungsperiode	
Carapaxlänge (mm)	n	MI	PCMI	n	MI	PCMI
< 22	41	2,2±0,21	11,4±1,19	19	2,4±0,29	11,7±1,63
22-27	57	2,9±0,18	11,9±0,76	51	2,5±0,21	10,0±0,82
27-32	43	3,1±0,19	10,7±0,72	54	2,7±0,18	8,9±0,16
32-37	33	2,8±0,31	8,2±0,94	43	2,9±0,21	8,7±0,16
37-42	17	2,6±0,37	6,8±1,0	7	2,8±0,72	7,2±1,96

Tab. 4:
Beziehungen zwischen der Gesamtlänge (GL, mm) und der Carapaxlänge (CL, mm) für den Signalkrebs *Pacifastacus leniusculus*, Edelkrebs *Astacus astacus*, Dohlenkrebs *Austropotamobius pallipes*, sowie Mittelwerte und Schwankungsbereiche der Arten. M = Männchen, W = Weibchen. Beträge in Klammer sind extrapoliert. Als grobe Annäherung beträgt die Gesamtlänge etwa das Doppelte der Carapaxlänge. * = HOGGER (1984); ** = KAUFMANN, Waldviertel 1992; *** = MORIARTRY (1973).

CL (mm)	*P. leniusculus**		*A. astacus***		*A. pallipes****	Allgemein
	M: GL= 1,9304CL+2,3108 W: GL= 2,0380CL+0,640		M: GL= 1,9522CL-2,2780 W: GL= 1,9677CL+0,9577		GL= 1,64CL+16,9	Mittelwert/Bereich
	M	W	M	W	M+W	
10	21,6	21,0	(17,2)	(20,6)	(33,3)	—
15	31,3	31,2	(27,0)	(30,5)	(41,5)	—
20	40,9	41,4	(36,8)	(40,3)	(49,7)	—
25	50,6	51,6	(46,5)	(50,2)	(57,9)	—
30	60,2	61,8	(56,3)	(60,0)	(66,1)	—
35	69,9	72,0	(66,0)	(69,8)	(74,3)	—
40	79,5	82,2	75,8	79,6	82,5	79/76-83
45	89,2	92,4	85,6	89,5	90,7	88/86-91
50	98,8	102,5	95,3	99,3	98,9	99/95-103
55	108,5	112,7	105,1	109,2	107,1	109/105-113
60	118,1	122,9	114,9	119,0	115,3	119/115-123
65	127,8	133,1	124,6	128,9	123,5	128/124-133
70	137,4	143,3	134,4	138,7	131,7	138/132-143

Tab. 5. Mittlere Länge und mittleres Gewicht von Exemplaren des Edelkrebses *Astacus astacus* für unterschiedliche Altersklassen (nach SOUBEIRAN 1865).

Alter	Mittlere Länge (mm)	Mittleres Gewicht (g)
Krebse aus demselben Jahr	25	0,50
1-jährige Krebse	50	1,50
2-jährige Krebse	70	3,50
3-jährige Krebse	90	6,50
4-jährige Krebse	110	17,50
5-jährige Krebse	125	18,50
Krebse mit unbestimmten Alter	160	30,00
sehr alte Krebse	190	125,00

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 5. Mittlere Länge und mittleres Gewicht von Exemplaren des Edelkrebses *Astacus astacus* für unterschiedliche Altersklassen (nach SOUBEIRAN 1865).

Alter	Mittlere Länge (mm)	Mittleres Gewicht (g)
Krebse aus demselben Jahr	25	0,50
1-jährige Krebse	50	1,50
2-jährige Krebse	70	3,50
3-jährige Krebse	90	6,50
4-jährige Krebse	110	17,50
5-jährige Krebse	125	18,50
Krebse mit unbestimmten Alter	160	30,00
sehr alte Krebse	190	125,00

Tab. 6:
Größenangaben für Populationen von *Austropotamobius pallipes* von verschiedenen Orten für bestimmte Altersklassen (n = Anzahl der Häutungen im jeweiligen Jahr, CL = Carapaxlänge; GL = Gesamtlänge). * erste Fortpflanzung für schnellwüchsige Exemplare ** normale Fortpflanzung. (1) = PRATTEN (1980); (2) = BROWN & BOWLER (1979); (3) = MORIARTRY (1973); (4) = CHAIX et al. (1983); (5) = LAURENT (1985).

Literatur			(1)		(1)		(2)	(2)	(3)	(3)	(4)	(5)	
Alters-klasse	n		CL (mm)		GL (mm)		CL (mm)	GL (mm)	CL (mm)	GL (mm)	CL (mm)	GL (mm)	
0	7 (8)		12,7		37,7		8	30,0	—	—	—	M	W
1	4 (5)		20,0		49,7		18	46,4	16-25	43-57	29-45	40,0	39,0
2*	2 (3)		24,3		56,7		28	62,8	35-39	74-80	39-54	67,5	59,0
3**	2		29,0		64,4		34-35	73-74	37-42	78-86	51-56	92,5	67,5
	M	W	M	W	M	W							
4	2	1	33,8	31,4	72,3	68,3							
5	1	1	36,3	33,8	76,4	72,3							
6	1	1	38,8	36,3	80,5	76,4							

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 7:
Zusammenstellung der Wachstumsraten verschiedener Flußkrebsarten. Die Carapaxlänge von drei Jahre alten Individuen wird angegeben, um Vergleiche zwischen den verschiedenen Arten zu ermöglichen. Ebenfalls angegeben sind die Literaturquellen. Die Daten stammen aus anderen Ländern, weil derartige Studien in Österreich noch nicht durchgeführt wurden. * = ungefähr, ** = 1 Jahr.

Art	Land	Carapax-Länge (mm)	Literatur
In Österreich vorkommend			
Austropotamobius			
A. pallipes	Nordengland	25	BROWN (1979)
A. pallipes	Frankreich	29	DEMARS (1979)
A. pallipes	Südengland	28	PRATTEN (1980)
A. pallipes	Nordengland	25	BREWIS & BOWLER (1982)
A. pallipes	Südengland	29	HOGGER (1984)
Astacus			
A. leptodactylus	Polen	70	KOSSAKOWSKI (1966)
A. astacus	Südschweden	>35	ABRAHAMSSON (1971)
A. astacus	Litauen	35	CUKERZIS (1979)
A. astacus	Finnland	57	WESTMAN & PURSIAINEN (1982)
Pacifastacus			
P. leniusculus	Südschweden	60	ABRAHAMSSON (1973)
P. leniusculus	Kanada	34	MASON (1974)
P. leniusculus	Lake Tahoe, USA	33	FLINT (1975)
P. leniusculus	Lake Tahoe, USA	28	GOLDMAN & RUNDQUIST (1977)
P. leniusculus	West-UdSSR	52	CUKERZIS (1979)
P. leniusculus	Sacramento River, USA	39	SHIMIZU & GOLDMAN (1983)
P. leniusculus	Südengland	62	HOGGER (1984)
Procambarus			
P. clarkii	Louisiana	40**	HUNER (1983)
Orconectes			
O. limosus	Polen	50*	KOSSAKOWSKI (1966)
Nicht in Österreich vorkommend			
Orconectes virilis	Michigan	37	MOMOT & GOWING (1976)
O. neglectus	Arkansas	30	PRICE & PAYNE (1979)
O. propinquus	USA	37	MOMOT et al. (1978)
O. causeyi	USA	62	MOMOT et al. (1978)
O. sanbornii	USA	29	MOMOT et al. (1978)
Paranephrops			
P. planifrons	Neuseeland	29	HOPKINS (1967)

Tab. 8:
Vergleich der Populationen von *Pacifastacus leniusculus* aus dem Sacramento River und dem Lake Tahoe, Kalifornien (nach SHIMIZU & GOLDMAN 1983).

Population	Temperatur-Bereich (°C)	Zeitpunkt des Schlüpfens	Längenzu-nahme pro Häutung (mm)	Eintritt der Geschlechts-reife (Jahre)	Biomasse (g/m^2)
Sacramento R.	9,9-25	März-April	2,3	2	310,4
Lake Tahoe	5,0-20	Juni-Juli	2,0	3	103,2

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

ABRAHAMSSON S.A. (1966): Dynamics of an isolated population of the crayfish *Astacus astacus* L. — Oikos **17**: 96-107.

ABRAHAMSSON S.A. (1971): Density, growth and reproduction of the crayfish *Astacus astacus* (L.) and *Pacifastacus leniusculus*. — Oikos **22**: 373-388.

ABRAHAMSSON S.A. (1972): Fecundity and growth of populations of *Astacus astacus* with special reference to introductions in Northern Sweden — Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm **52**: 23-37.

ABRAHMSSON S.A. (1973): The crayfish *Astacus astacus* in Sweden and the introduction of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus*. — Freshwat. Crayfish **1**: 27-40.

BREWIS J.M. & K. BOWLER (1982): Growth of the freshwater crayfish *A. pallipes* in Northumbria. — Freshwat. Biol. **12**: 187-200.

BREWIS J.M. & K. BOWLER (1985): A study of reproductive females of the freshwater crayfish *A. pallipes*. — Hydrobiologia **121**: 145-149.

BROWN D.J. (1979): A study of the population biology of the British freshwater crayfish *A. pallipes* (LEREBOULLET). — Ph. D. Thesis, Univ. Durham.

BROWN D.J. & K. BOWLER (1979): Relationship between size and age throughout the life cycle in *Austropotamobius pallipes*. — Freshwat. Crayfish **4**: 35-42.

BURGHAUSE F. (1975): Das Y Organ von *Orconectes limosus* (Malacostraca, Astacura). — Z. Morph. Tiere **80**: 41-57.

CHAIX J.C., SEGUIER J. & E. FENOIUL (1983): Revalorisation de l'astaciculture dans les cours d'eau de la région Provencale. — Conseil Régional de la Région Provence Cote d'Azur, Marseille.

CHANTRAN F. (1870): Observation sur l'histoire naturelle des écrevisses. — Comptes rendus LXXI.

CHAISEMARTIN C. (1967): Contribution à l'étude de l'economie calcique chez les Astacidae. — Thèse Doct. Sci. Nat., Poitiers. Arch. originales du Centre de documentation de CNRS, No. AO 1220.

CUKERZIS J.M. (1979): On acclimatization of *Pacifastacus leniusculus* DANA in an isolated lake. — Freshwat. Crayfish **4**: 445-450.

DEMARS J.J. (1979): Premièrs données sur les populations d' écrevisses de quelque cours d' eau du Haut Bassin Loire-Allier. — Freshwat. Crayfish **4**: 165-174.

DENNEL R. (1960): Integument and exoskeleton. — In: WATERMAN T.H. (Eds.): The physiology of crustacea I., Academic Press, New York, 449-472.

DRACH P. (1939): Mue et cycle d'intermue chez les crustacées decapodes. — Ann. inst. oceanogr. Paris (N.S.) **19**: 103-391.

FLINT R.W. (1975): Growth in a population of crayfish *P. leniusculus* from a subalpine lacustrine environment. — J. Fish. Res. Bd. Can. **32**: 2433-2440.

FRANCE R.L. (1985): Relationship of crayfish (*O. virilis*) growth to population abundance and system productivity in a small oligotrophic lake. — Can. J. Fish. Aquat. Sci. **42**: 1092-1096.

GOLDMAN C.R. & J.C. RUNDQUIST (1977): A comparative ecological study of the Californian crayfish *P. lenisculus* (DANA) from two subalpine lakes. — Freshwat. Crayfish **3**: 51-80.

GREENAWAY P. (1985): Calcium balance and moulting in the Crustacea. — Biol. Rev. **60**: 425-454.

HARTNOLL R.G. (1982): Growth. — In: BLISS D.E. & L.G. ABELE (Eds.): The biology of Crustacea, Vol. 2, Embryology, morphology and genetics, Academic Press, New York, 111-196.

HOGGER J.B. (1984): A study of aspects of the biology and distribution of freshwater crayfish in the Thames catchment. — Ph. D. Thesis, CNAA, United Kingdom.

HOGGER J.B. (1986a): A report of some of the first introductions of *Pacifastacus leniusculus* into the U. K. — Freshwat. Crayfish. **6**: 134-145.

HOGGER J.B. (1986b): Aspects of the introduction of „signal crayfish" *Pacifastacus leniusculus* (DANA) into southern United Kingdom I. Growth and survival. — Aquaculture **58**: 27-44.

HOPKINS C.L. (1967): Growth rate in a population of the freshwater crayfish *Paranephrops planifrons* (WHITE). — N. Z. Jl. mar. Freshwat. Res. **1**: 464-474.

HUNER J.V. (1983): Crayfish production - achievements and potential. — Second Int. Fish Farming Conf. UK Brighton, England. Janssen Services, Kent, 145-173.

HUXLEY T.H. (1880): Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. — F.A. Brockhaus, Leipzig.

JAY D. & D.M. HOLDICH (1981): The distribution of the crayfish *Austropotamobius pallipes* in British waters. — Freshwat. Biol. **11**: 121-129.

KOSSAKOWSKI J. (1966): Crayfish. - Panstowe Wydownectwo Polnicze i Lesne. Warsaw. Available from the U.S. Department of Commerce Translation 1971.

KÖKSAL G. (1988): *Astacus leptodactylus* in Europe. — In: HOLDICH D.M. & R.S. LOWERY (Eds.): Freshwater crayfish: biology, management and exploitation, Croom Helm, London, 365-400.

KUMMEL G., CLAASSEN H. & R. KELLER (1970): Zur Feinstruktur von Cuticula und Epidermis beim Flußkrebs *Orconectes limosus* während eines Häutungszyklus. — Z. Zellforsch. miroskop. Anat. **109**: 517-551.

LAURENT P.J. (1985): Une station d' écrevisses à pieds blancs: *Austropotamobius pallipes* en zone périurbaine. — Bull. Soc. Linn. de Lyon **54**: 77-88.

LAHTI E. & O.V. LINDQVIST (1983): On the reproductive cycle of the crayfish *Astacus astacus* L. in Finland. — Freshwat. Crayfish **5**: 18-26.

LOWERY R.S. (1988): Growth, moulting and reproduction. — In: HOLDICH D.M. & R.S. LOWERY (Eds.): Freshwater crayfish: biology, management and exploitation, Croom Helm, London, 83-113.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

MASON J.C. (1974): Aquaculture potential of the freshwater crayfish *Pacifastacus leniusculus*. — Technical Report **440**. Fishery Research Board Canada.

MASON J.C. (1979): Effects of temperature, photoperiod, substrate and shelter on survival, growth and biomass accumulation of juvenile *Pacifastacus leniusculus*. — Freshwat. Crayfish **4**: 73-82.

MALLEY D.F. (1980): Decreased survival and calcium uptake by the crayfish *Orconectes virilis* in low pH. — Can. J. Fish. Aquat. Sci. **37**: 364-372.

MEES C.C. (1983): Ecological and population studies of the British crayfish. — Ph. D. thesis, Univ. Nottingham, U.K.

MOMOT W.T. & H. GOWING (1976): Richer equlibrium yield for unexploited populations of crayfish. — Michigan Dep. Nat. Resources Fish. Res. Report, No. **1832**.

MOMOT W.T. & GOWING H. (1977a): Response of the crayfish *Orconectes virilis* to exploitation. — J. Fish. Res. Bd. Can. **34**: 1212-1219.

MOMOT W.T. & GOWING H. (1977b): Production and population dynamics of the crayfish *Orconectes virilis* in three Michigan lakes. — J. Fish. Res. Bd. Can. **34**: 2041-2055.

MOMOT W.T. & GOWING H. (1977c): Results of an experimental fishery on the crayfish *Orconectes virilis*. — J. Fish. Res. Bd. Can. **34**: 2056-2066.

MOMOT W.T., GOWING H. & P.D. JONES (1978): The dynamics of crayfish and their role in the ecosystem. — Am. Midl. Nat. **99**: 10-35.

MORIARTRY C. (1973): A study of *Austropotamobius pallipes* in Ireland. — Freshwat. Crayfish **1**: 57-67.

NAKATNI I. & T. OTSU (1979): Relationships between growth and moult interval in the eyestalkless crayfish *Procambarus clarkii*. — Comp. Biochem. Physiol. **68 A**: 549-553.

NEVILLE A.C. (1975): Biology of arthropod cuticle. — Springer Verl., Berlin.

PRATTEN D.J. (1980): Growth in the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Crustacea, Astacidae). — Freshwat. Biol. **10**: 401-412.

PRICE J.O. & J.F. PAYNE (1979): Multiple summer moults in adult *Orconectes neglectus chenodactylus*. — Freshwat. Crayfish **4**: 93-104.

RHODES C.P. & D.M. HOLDICH (1979): On size and sexual dimorphism in *Austropotamobius pallipes* (LEREBOULLET). — Aquaculture **17**: 345-358.

SCUDAMAORE H.H. (1947): The influence of the sinus glands upon molting and associated changes in crayfish. — Physiol. Zool. **20**: 187-208.

SHIMIZU S.J. & C.R. GOLDMAN (1983): *Pacifastacus leniusculus* (DANA) production in the Sacramento River. — Freshwat. Crayfish. **5**: 210-228.

SKINNER D.M. (1985): Moulting and regeneration. — In: BUSS D.M. & L.H. MANTEL (Eds.): Biology of the Crustacea, Vol. 9, Integuments, pigments and hormonal processes, Academic Press, New York, 43-146.

SOUBEIRAN F. (1865): Sur l'histoire naturelle et l'éducation des écrevisses. — Comptes rendus 60.

STEPHENS G.C. (1955): Induction of moulting in the crayfish *Cambarus* by modification of the daily photoperiod. — Biol. Bull. (Woods Hole) **108**: 235-241.

STEVENSON J.R. (1985): Dynamics of the integument. — In: BLISS D.M. & L.H. MANTEL (Eds.): Biology of the crustacea, Vol. 9, Integument, pigments and hormonal processes, Academic Press, New York, 2-42.

THOMAS W.J. (1983): Dimorphism in the British crayfish *Austropotamobius pallipes* (LEREBOULLET). — Freshwat. Crayfish **5**: 12-17.

TRAVIS D.F. (1960): The deposition of skeletal structures in the Crustacea. I. The histology of the gastrolith skeletal tissue complex and the gastrolith in the crayfish *Orconectes* (*Cambarus*) *virilis* HAGEN Decapoda. — Biol. Bull. (Woods Hole) **118**: 137-149.

TRAVIS D.F. (1965): Deposition of skeletal structures in the Crustacea. — Acta Histochem. **20**: 193-222.

TYSON CJ. & C.R. JENKIN (1974): Phagocytosis in vitro by haemocytes from the crayfish (*Parachaerops bicarinatus*). — Aust. J. exp. Biol. med. Sci. **52**: 341-348.

VAN HERP F. & C. BELLON-HUMBERT (1978): Setal development and moult prediction in larvae and adults of crayfish *Astacus leptodactylus*. — Aquaculture **14**: 289-301.

WESTMAN K. & M. PURSIAINEN M. (1982): Size and structure of crayfish populations in different habitats in Finnland. — Hydrobiol. **86**: 67-72.

WICKINS J.F. (1982): Opportunities for farming crustaceans in western temperate regions. — In: MUIR J.F. & R.J. ROBERTS (Eds.): Recent Advances in Aquaculture, Croom Helm, London.

WICKINS J.F. (1983): Is the Marron worth importing ? — Fish Farmer **VII**, 18-19.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Anschrift des Verfassers:
Wiss. Rat Dr. Manfred PÖCKL
Naturschutzsachverständiger
Amt der NÖ Landesregierung
Am Schierlberg 1
A-3381 Golling a. d. Erlauf
Austria
e-mail: manfred.poeckl@noel.gv.at